第 37 卷第 7 期
2017 年 4 月

生 态 学 报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol.37，No.7
Apr.，2017

DOI: 10.5846/stxb201512242569
周正虎, 王传宽.帽儿山地区不同土地利用方式下土壤-微生物-矿化碳氮化学计量特征.生态学报,2017,37(7):2428-2436.
Zhou Z H, Wang C K. Soil-microbe-mineralization carbon and nitrogen stoichiometry under different land-uses in the Maoershan region. Acta Ecologica Sinica,2017,37(7):2428-2436.

帽儿山地区不同土地利用方式下土壤-微生物-矿化碳氮化学计量特征

周正虎, 王传宽*
东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

摘要:土地利用方式的变化导致土壤碳氮含量及其化学计量关系的变化,然而土壤微生物化学计量及其驱动的碳氮矿化过程如何响应这种变化仍不明确。以帽儿山地区天然落叶阔叶林、人工红松林、草地和农田 4 种不同土地利用类型为对象,测定其土壤有机碳(C_{soil})、全氮(N_{soil})、微生物生物量碳和氮(C_{mic}和N_{mic})、土壤碳和氮矿化速率(C_{min}和N_{min}),旨在比较不同土地利用方式对土壤、微生物碳氮化学计量特征及矿化速率的影响,探索土壤-微生物-矿化之间碳氮化学计量特征的相关性,揭示微生物对土壤碳氮化学计量变化的响应和调控机制。结果显示:C_{soil}、N_{soil}、C_{mic}、N_{mic}和C_{min}均呈现天然落叶阔叶林>人工红松林>草地>农田,而天然落叶阔叶林和草地的N_{min}显著高于人工红松林和农田。土地利用方式显著影响土壤和微生物碳氮比($C:N_{soil}$和$C:N_{mic}$),均呈现农田最高。不同土地利用方式的数据综合分析发现:碳氮矿化速率比与$C:N_{mic}$呈负相关,而和微生物与土壤碳氮化学计量不平衡性($C:N_{imb}$)显著正相关。单位微生物生物量的碳矿化速率(qCO_2)随着$C:N_{mic}$的增加而降低,而单位微生物生物量的氮矿化速率(qAN)随着$C:N_{mic}$的增加而增加。$C:N_{imb}$与qCO_2正相关,与qAN负相关。以上结果表明,微生物会通过改变自身碳氮化学计量、调整碳氮之间相对矿化速率,以适应土地利用变化导致的土壤碳氮及其化学计量的变异性,以满足自身生长和代谢的碳氮需求平衡。

关键词:化学计量;碳矿化;氮矿化;土壤微生物;土地利用变化

Soil-microbe-mineralization carbon and nitrogen stoichiometry under different land-uses in the Maoershan region

ZHOU Zhenghu, WANG Chuankuan*
Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, *China*

Abstract: Different land-l uses lead to significant changes in soil carbon and nitrogen concentrations and their stoichiometry. However, how soil microbial stoichiometry and associated mineralization of soil carbon and nitrogen respond to such changes caused by land-uses is not conclusive. The present study investigated the soil organic carbon (C_{soil}), total nitrogen (N_{soil}), soil microbial biomass carbon and nitrogen (C_{mic} and N_{mic}), and carbon and nitrogen mineralization rates (C_{min} and N_{min}) of the topsoil (0—5 cm depth) under four land-uses (natural broad-leaved deciduous forest, *Pinus koraiensis* plantation, grassland, and cropland) in the Maoershan Forest Ecosystem Research Station, Northeast China (45°20′N, 127°30′E). Our objectives were to (1) examine the effects of land-uses on C_{soil}, N_{soil}, C_{mic}, N_{mic}, C_{min}, N_{min}, and their stoichiometric ratios; and (2) explore the carbon-nitrogen interactions among soil-microbe-mineralization in order to mechanistically understand microbial responses and adaptation to resource stoichiometry. The results showed that the

基金项目:教育部长江学者和创新团队发展计划(IRT_15R09);国家"十二五"科技支撑项目(2011BAD37B01);中央高校基本科研业务费专项资金资助项目(2572016AA08)

收稿日期:2015-12-24; **网络出版日期**:2016-08-30

*通讯作者 Corresponding author.E-mail: wangck-cf@nefu.edu.cn

contents of C_{soil}, N_{soil}, C_{mic}, N_{mic}, and C_{min} decreased in the following order: natural forest>plantation>grassland>cropland; whereas the natural forest and grassland had significantly higher N_{min} than the plantation and cropland. Land-uses significantly affected soil and microbial biomass carbon to nitrogen ratios ($C:N_{soil}$ and $C:N_{mic}$). The cropland had the greatest $C:N_{soil}$ and $C:N_{mic}$ among the four land-l uses. The analysis of the pooled data across the four land-l uses showed that the ratio of carbon to nitrogen mineralization rates was correlated negatively with $C:N_{mic}$, but positively with the stoichiometric imbalance between microbes and their soil resources (i.e., $C:N_{soil}$ divided by $C:N_{mic}$, $C:N_{imb}$). The carbon mineralization rate per unit microbial biomass carbon (qCO_2) decreased with increasing $C:N_{mic}$, whereas the nitrogen mineralization rate per unit microbial biomass nitrogen (qAN) increased with increasing $C:N_{mic}$. The $C:N_{imb}$ was correlated positively with the qCO_2, but negatively with the qAN. Our study suggests that soil microbes may adapt to changes in soil stoichiometry induced by land-uses for the requirements of carbon and nitrogen for their growth and metabolism by adjusting their biomass stoichiometry and carbon to nitrogen mineralization rates.

Key Words: stoichiometry; carbon mineralization; nitrogen mineralization; soil microbe; land use change

土壤微生物作为陆地生态系统的主要分解者,在获取资源构建自身生物量的同时,驱动着生态系统物质和能量的流通,调控着碳和养分在土壤-植物-大气连续体之间的循环, 进而影响生态系统的结构与功能[1]。因此,认识土壤微生物对碳氮循环的调控机制是生物地球化学循环研究的重要内容[2-3]。生态化学计量学是研究生物系统能量平衡和多重化学元素(主要是碳、氮、磷)平衡的科学,结合了生物学、化学、物理学等基本原理, 可以跨越生物科学不同层次探索不同生态系统组分之间的联系与内在机理[4],因而被广泛应用到微生物驱动的生态过程研究中[5]。大量研究表明,土壤微生物生物量碳氮磷化学计量具有环境可塑性,会随着气候、生物区系、土壤碳氮比、土壤 pH 等而改变[6-9]。土地利用不但改变了生态系统及土壤环境条件,而且改变了土壤碳氮磷含量及其化学计量特征[10]。由于微生物分解低碳和养分比的底物的速度较快[11],养分释放速度也较快[12-14],因而底物碳氮磷化学计量特征会显著影响土壤有机质的矿化速率。另外,单位微生物生物量碳的呼吸速率也会随着底物碳和养分比的增加而增加[15-16]。Hartman 和 Richardson[17]整合全球数据研究表明,单位微生物生物量碳的呼吸速率与土壤有效磷含量密切相关。最近 Buchkowski 等[5]提出,土壤微生物的化学计量特征可能同样会对生态系统碳氮循环产生重要影响,但目前还缺乏实验验证。

本研究以帽儿山地区天然落叶阔叶林、人工红松林、草地和农田 4 种不同土地利用类型为对象,通过测定其表层土壤(0—5 cm)有机碳、全氮,微生物生物量碳氮和土壤碳氮矿化速率,比较分析土地利用方式对土壤、微生物碳氮化学计量特征及碳氮矿化速率的影响,探索土壤-微生物-矿化之间碳氮化学计量特征的相关性,以揭示微生物对土壤碳氮化学计量变化的响应和调控机制。

1　材料和方法

1.1　研究区自然概况

研究地设在帽儿山森林生态站(45°20′N, 127°30′E)。平均海拔 400 m,平均坡度 10°—15°,地带性土壤为暗棕色森林土。气候属大陆性季风气候,夏季温暖湿润,冬季寒冷干燥,平均年降水量约 629 mm,约 50%的降水集中在 6 月到 8 月,平均年蒸发量约 864 mm,年均气温 3.1 ℃,1 月份平均气温-18.5 ℃,7 月份平均气温 22.0 ℃。无霜期约为 120—140 d。该地区植被属于长白植被区系。现有植被是原地带性植被——阔叶红松林屡遭人为干扰后经过次生演替而形成的天然落叶阔叶林相,代表着东北东部山区天然次生林和人工林典型生态系统类型[18]。

本研究选取了帽儿山生态站相邻地段 4 种不同土地利用方式,即:天然落叶阔叶林、人工红松林、草地和农田。其中,天然落叶阔叶林为该地区典型硬阔叶林,主要树种组成为黄菠萝(*Phellodendron amurense* Rupr.)、胡桃楸(*Juglans mandshurica* Maxim.)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica* Rupr.)、五角槭(*Acer mono*

Maxim.)等;人工红松林以人工栽植的红松(*Pinus koraiensis* Sieb. Et Zucc.)为优势,伴有天然更新的水曲柳和白桦(*Betula platyphylla* Suk.);两个林分的林龄均为 47—58 a,详细信息见 Zhang 和 Wang[19]。邻近的天然落叶阔叶林于 30a 前被皆伐后,一部分采伐迹地因定期除灌割草,成为草地;另一部分采伐迹地被开垦成农田,主要栽种玉米、蔬菜等,从未施用化肥与农药。

1.2 样品采集与分析

因为土壤微生物生物量及其矿化作用主要集中在表层土壤,且对表层土壤环境变化更为敏感[8-9],因此本研究的土样采样来自表土(0—5 cm)。2015 年 7 月,在每个土地利用方式下随机采取 12 个表层土样,放入冷藏箱,及时运回实验室。土壤样品先过 2 mm 筛,一部分样品风干后粉碎,用以测定土壤有机碳(C_{soil})和全氮(N_{soil})含量;另一部分样品保存在 4 ℃下,用以土壤微生物生物量碳氮和碳氮矿化分析,并称取适量鲜土测定土壤含水率。

称取 65 ℃烘干粉碎土样约 0.100 g,采用 multi N/C 3000 分析仪和 HT 1500 Solids Module 分析仪(Analytik Jena AG, Germany)燃烧法测定土壤全碳含量。另称取烘干的粉碎土样约 0.200 g,加入 5 mL 浓硫酸,3 mL 过氧化氢在 420 ℃消煮 90 min(消煮完全至白色),待冷却后定容至 100 mL,静置 12 h 后吸取上清液,利用连续流动分析仪(BRAN+LUEBBE-AA3, Germany)测定全氮含量。

土壤微生物生物量采用氯仿熏蒸-K_2SO_4(0.5 mol/L,土液比为 1:2.5)浸提法测定,采用 multi N/C 3000 分析仪测定浸提液中碳氮浓度,转换系数 K 为 0.45[20]。土壤碳氮矿化根据 Raiesi[21]和 Elliott[22],将土壤含水量调节到 70%田间持水量,25 ℃条件下培养 21 d,分别在第 1、3、5、7、10、14、21 天测定土壤微生物释放的 CO_2 量。碳矿化速率(C_{min},μg CO_2-C g^{-1} d^{-1})为单位质量土壤一天内释放 CO_2的速率。氮矿化速率(N_{min},μg AN-N g^{-1} d^{-1})为培养前后土壤中有效氮(AN-N,包括铵态氮和硝态氮)的变化除以培养天数。

1.3 数据分析

根据 Anderson 和 Domsch[23],将碳氮矿化速率分别标准化为单位微生物生物量碳矿化速率(碳矿化速率除以微生物生物量碳,qCO_2,mg CO_2-C g^{-1} C_{mic} d^{-1})和单位微生物生物量氮矿化速率(氮矿化速率除以微生物生物量氮,qAN,mg AN-N g^{-1} N_{mic} d^{-1})。土壤微生物与土壤碳氮化学计量不平衡性(Stoichiometric imbalances between microbes and their soil resources)为土壤碳氮比($C:N_{soil}$)与土壤微生物生物量碳氮比($C:N_{mic}$)的比值($C:N_{imb}$)[2]。

采用 SPSS 19.0 软件进行数据处理与分析。采用单因素方差分析法(one-way ANOVA)和 Duncan 法比较不同土地利用方式间的差异。采用 Pearson 相关系数评价不同指标间的相关性。采用回归分析法建立土壤-微生物-矿化碳氮之间关系的模型。

2 结果

2.1 不同土地利用方式下土壤碳氮化学计量特征

土地利用变化显著改变表层 C_{soil}($F_{3,44}=38.77$,$P<0.001$)和 N_{soil}($F_{3,44}=33.52$,$P<0.001$)(图 1)。天然落叶阔叶林 C_{soil}和 N_{soil}最高,分别是人工红松林、草地、农田的 1.6、2.2、2.3 和 1.7、2.2、2.9 倍。C_{soil}和 N_{soil}之间存在极显著的相关性(相关系数为 0.93,表 1)。不同土地利用方式下 $C:N_{soil}$也存在显著性差异($F_{3,44}=4.27$,$P=0.010$)。然而,与 C_{soil}和 N_{soil}不同,天然落叶阔叶林的 $C:N_{soil}$最低(18.2),农田的 $C:N_{soil}$最高(22.9)。$C:N_{soil}$的变异性小于 C_{soil}或 N_{soil}的变异性(图 1)。

2.2 不同土地利用方式下土壤微生物生物量碳氮化学计量特征

C_{mic}和 N_{mic}随着土地利用方式而变化(图 2),大小依次为:天然落叶阔叶林>人工红松林>草地>农田。尽管 C_{mic}和 N_{mic}之间相关性高达 0.97(表 1),但不同土地利用方式下$C:N_{mic}$依然存在显著性差异($F_{3,44}=4.27$,$P=0.010$),大小顺序与 $C:N_{soil}$相同,即农田最高(10.2),分别是天然落叶阔叶林、人工红松林和草地的 2.3、2.4、1.9 倍。进一步回归分析显示,$C:N_{mic}$与 $C:N_{soil}$之间存在极显著的正相关($R^2=0.21$,$P=0.001$,图 3)。

C_{mic}、N_{mic}、C_{soil}、N_{soil}之间均显著正相关,其中 C_{mic} 与 N_{soil} 的相关系数(0.70)大于与 C_{soil} 的相关系数(0.65),而 N_{mic} 与 C_{soil} 的相关系数(0.64)大于与 N_{soil} 的相关系数(0.57)(表 1)。

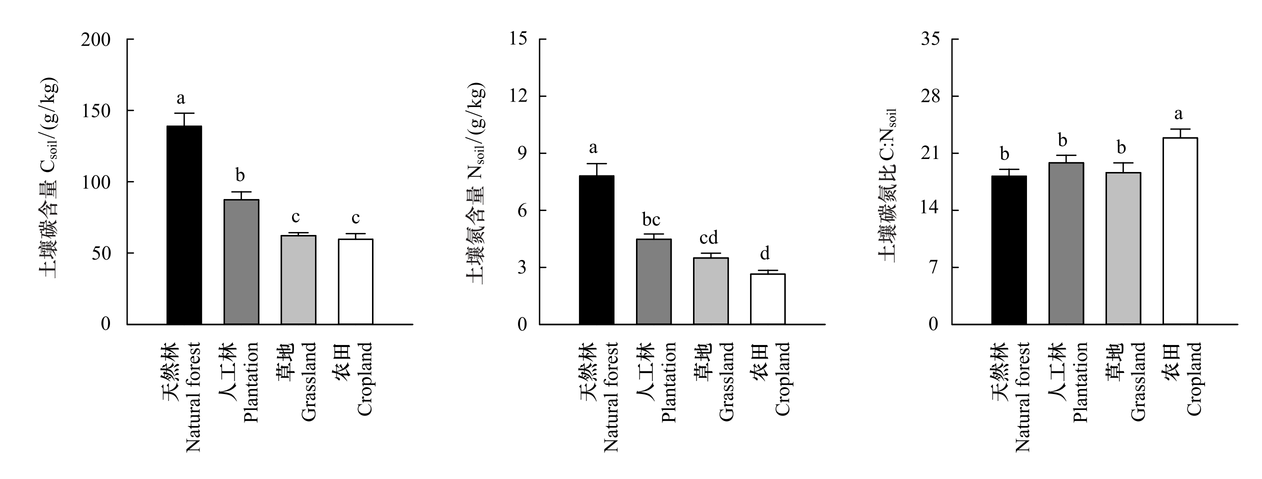


图 1　不同土地利用方式下土壤碳氮含量及其碳氮比

Fig.1　Soil carbon and nitrogen contents and carbon to nitrogen ratio under different land uses

误差线为标准误(n=12);误差线上的不同字母表示不同土地利用间显著性差异分组(α=0.05); C_{soil}、N_{soil}和 C:N_{soil}分别表示土壤碳含量、氮含量和碳氮比

表 1　土壤-微生物-矿化碳氮 Pearson 相关性

Table 1　Pearson's correlation coefficients of soil-microbe-mineralization carbon and nitrogen

参数 Parameter	C_{soil}	N_{soil}	C_{mic}	N_{mic}	C_{min}
N_{soil}	0.93**				
C_{mic}	0.65**	0.70**			
N_{mic}	0.57**	0.64**	0.97**		
C_{min}	0.86**	0.77**	0.65**	0.63**	
N_{min}	0.49**	0.54**	0.37**	0.31*	0.53**

* 在 0.05 水平上显著相关, ** 在 0.01 水平上显著相关;C_{soil}、N_{soil}、C_{mic}、N_{mic}、C_{min}和 N_{min}分别表示土壤碳、土壤氮、土壤微生物生物量碳、土壤微生物生物量氮、土壤碳矿化速率和土壤氮矿化速率

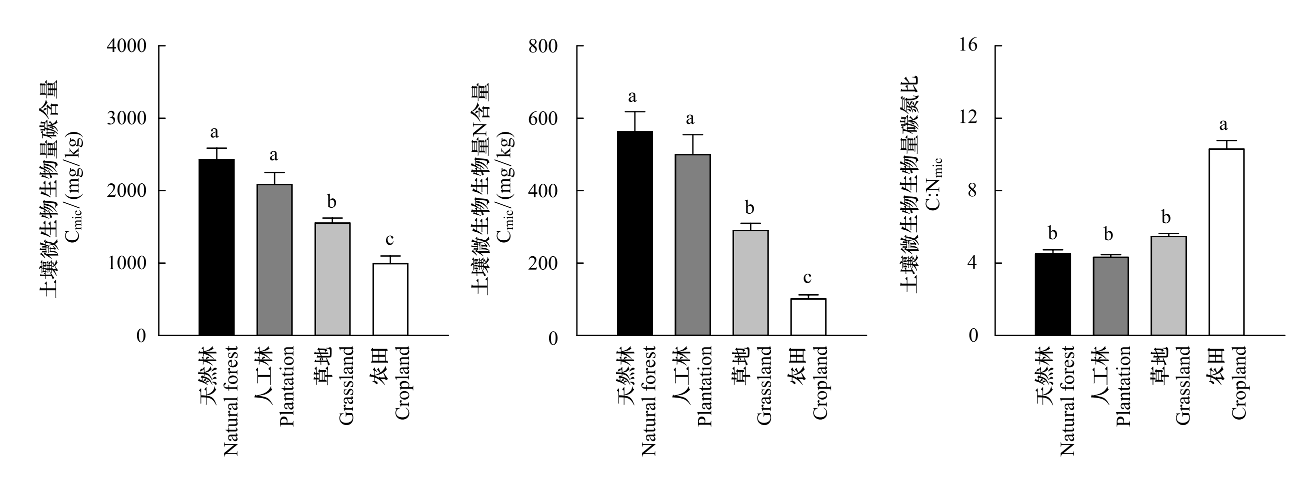


图 2　不同土地利用方式下土壤微生物生物量碳氮含量及其碳氮比

Fig.2　Carbon and nitrogen contents and carbon to nitrogen ratio of soil microbial biomass under different land uses

误差线为标准误(n=12);误差线上的不同字母表示不同土地利用间显著性差异分组(α=0.05);C_{mic}、N_{mic}和C:N_{mic}分别表示土壤微生物生物量碳含量、氮含量和碳氮比

2.3　不同土地利用方式下土壤矿化碳氮化学计量特征

土地利用变化显著改变表层土壤碳矿化速率(C_{min}, $F_{3,44}$ = 49.60, P<0.001)、氮矿化速率(N_{min}, $F_{3,44}$ = 30.47, P<0.001)及其比值($C:N_{min}$, $F_{3,44}$ = 18.53, P<0.001)(图 4)。其中, C_{min}与土壤碳氮含量显著正相关(P<0.01,表 1),在不同土地利用方式间呈现天然落叶阔叶林(121.3 μg CO_2-C g^{-1} d^{-1})>人工红松林(73.4 μg CO_2-C g^{-1} d^{-1})>草地(54.3 μg CO_2-C g^{-1} d^{-1})>农田(25.1 μg CO_2-C g^{-1} d^{-1})。然而,草地具有最高的 N_{min}(3.6 μg AN-N g^{-1} d^{-1}),天然落叶阔叶林(3.4 μg AN-N g^{-1} d^{-1})与草地相当,两者均显著高于人工红松林(1.7 μg AN-N g^{-1} d^{-1})和农田(1.2 μg AN-N g^{-1} d^{-1})。不同土地利用方式下 $C:N_{min}$具有显著性差异($F_{3,44}$ = 18.53, P<0.001),天然落叶阔叶林(38.1)和人工红松林(43.9)显著高于草地(15.8)和农田(23.4)。土壤碳-土壤微生物生物量碳-碳矿化速率之间均存在显著的正相关关系,相关系数波动在 0.65—0.86(P<0.01)之间;同样,土壤氮-土壤微生物生物量氮-氮矿化速率之间也存在显著的正相关关系,相关系数波动在 0.37—0.64(P<0.01)之间(表 1)。土壤碳氮矿化速率之间也呈显著正相关(相关系数为 0.53, P<0.01,表 1)。

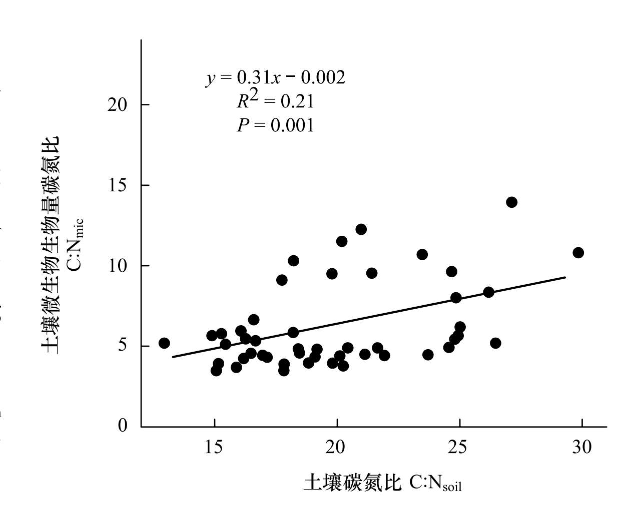


图 3　土壤微生物生物量碳氮比与土壤碳氮比的关系

Fig.3　The relationship of carbon to nitrogen ratios between soil microbial biomass and soil

$C:N_{mic}$和 $C:N_{soil}$分别表示土壤微生物生物量碳氮比分别表示土壤碳氮比

2.4　土壤-微生物-矿化之间碳氮化学计量特征的相关性

单位微生物生物量碳氮矿化速率受土壤和微生物生物量碳氮比影响(图 5)。$C:N_{soil}$与单位微生物生物量碳矿化速率(qCO_2)无显著相关性(图 5a),而单位微生物生物量氮矿化速率(qAN)随着 $C:N_{soil}$线性增加(图 5b)。qCO_2随着$C:N_{mic}$的增加而降低,而 qAN 随着$C:N_{mic}$的增加而增加(图 5d、5e)。$C:N_{soil}$与$C:N_{mic}$的比值与 qCO_2正相关,与 qAN 负相关(图 5g、e)。$C:N_{min}$与 $C:N_{soil}$无显著相关性(图 5c),而 $C:N_{min}$与$C:N_{mic}$负相关,与 $C:N_{soil}$和微土壤微生物与土壤碳氮化学计量不平衡性($C:N_{imb}$)正相关(图 5f、i)。

3　讨论与结论

3.1　不同土地利用方式对土壤、微生物碳氮化学计量特征以及碳氮矿化速率的影响

当天然落叶阔叶林转变为人工红松林、草地和农田时,土壤碳氮含量显著减小,这与以往研究相同[24]。本研究中天然落叶阔叶林与人工红松林虽然林龄相近,但长期监测结果显示后者年凋落物总量(4.0 t/hm^2)高于前者(3.7 t/hm^2)[25],然而前者表层土壤碳氮含量却分别是后者的 1.6 倍和 1.7 倍。这是由于针叶较难分解,因而人工红松林地表枯落物碳储量(4.1 t C/hm^2)远高于天然落叶阔叶林地表枯落物碳储量(2.6 t C/hm^2)[19],从而导致人工红松林土壤碳氮的输入比天然落叶阔叶林少、碳氮含量较低。Tian 等[26]指出有机质含量高的土壤具有高的 $C:N_{soil}$,然而本研究却发现农田 $C:N_{soil}$显著高于其它 3 种土地利用类型。另外, Yang 等[27]整合分析也发现,不同森林演替系列 $C:N_{soil}$并没有统一规律。可见, $C:N_{soil}$对土地利用和外界环境的响应还没有一致的结论。

由于土壤微生物生物量与土壤碳氮呈显著正相关关系,因此土地利用方式对土壤碳氮的影响必然导致以其为“食物”的土壤微生物生物量的变化,从而使不同土地利用方式下 C_{mic}和 N_{mic}均呈现天然阔叶落叶林>人工红松林>草地>农田。而不同土地利用方式下$C:N_{mic}$与 $C:N_{soil}$的变化趋势相同,农田$C:N_{mic}$大约是其它 3 种土地利用类型的 2 倍。以往研究认为, $C:N_{mic}$随着土壤条件以及环境因子变异性很小[28],而且更关注于土壤微生物生物量氮磷比的环境可塑性和生态指示作用[9]。进一步回归分析发现, $C:N_{mic}$随着 $C:N_{soil}$的增加而增

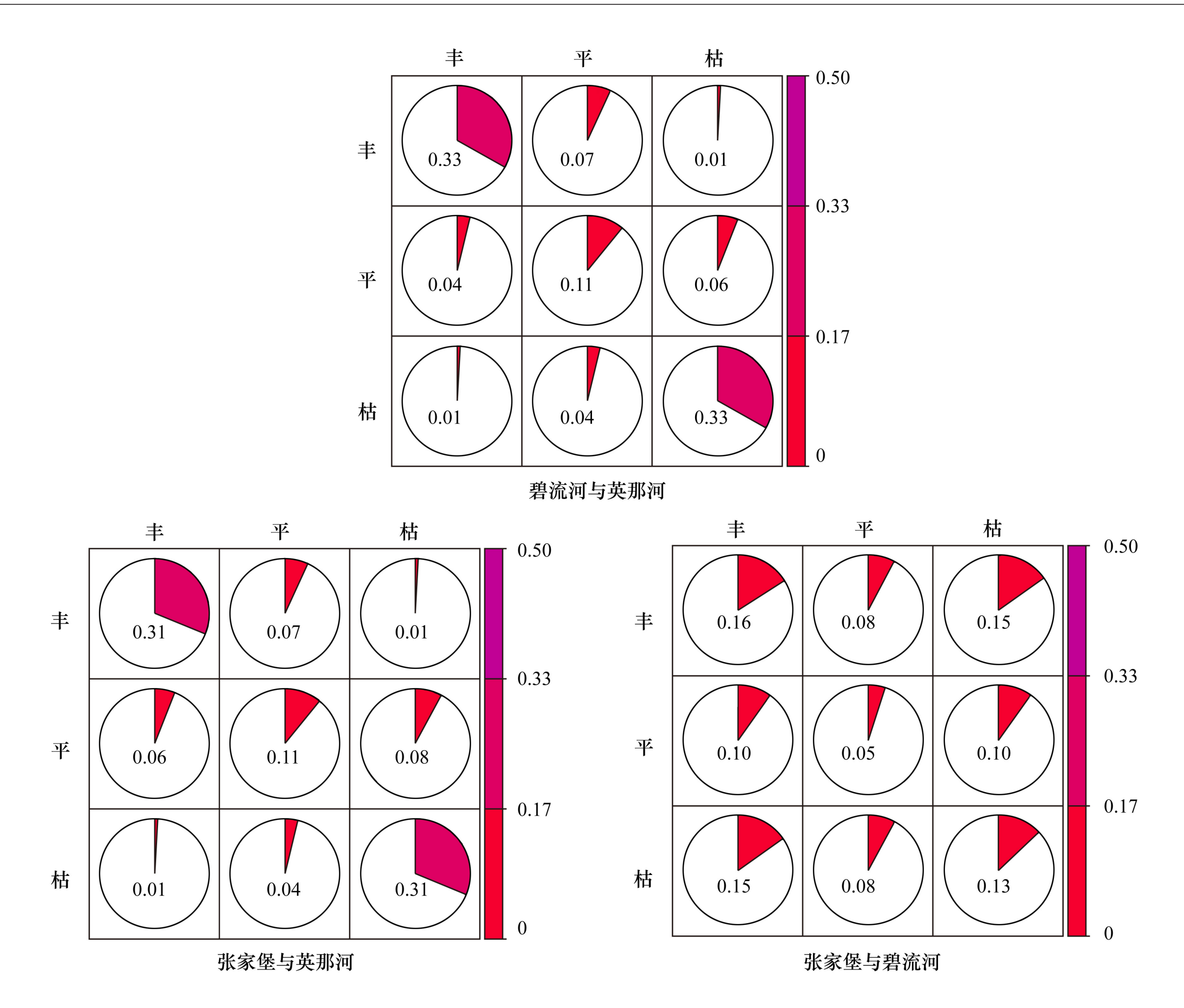


图 4　不同土地利用方式下土壤碳、氮矿化速率及其比值

Fig.4　Mineralization rates of soil carbon and nitrogen and mineralized carbon to nitrogen ratio under different land uses

误差线为标准误($n=12$);误差线上的不同字母表示不同土地利用间显著性差异分组($\alpha=0.05$);C_{min}、N_{min}和 C∶N_{min}分别表示碳矿化速率、氮矿化速率及其比值

加,这与 Fanin 等[29]和 Li 等[8]研究相符。这种趋势可能是由于在低 C∶N_{soil}条件下,一般生长和周转迅速的 r-对策微生物占主导,常具有较低的C∶N_{mic};反之,在高 C∶N_{soil}条件下,生长和周转速度较慢的 k-对策微生物占主导,一般具有较高的C∶N_{mic}[30-31]。最近施肥实验也表明,氮添加会显著降低C∶N_{mic}[32]。

土地利用变化显著影响土壤碳氮矿化速率及其比值。本研究显示,C_{min}随 C_{soil}和 C_{mic}的增加而显著增加,因此不同土地利用方式下 C_{min}与 C_{soil}和 C_{mic}一样均呈现天然阔叶落叶林>人工林红松林>草地>农田。然而,草地具有最大的 N_{min},这可能与草本植物凋落物较树木(尤其是红松)更易被微生物分解,且本地区草本植物叶片氮含量也显著高于树木[33]有关。

3.2　土壤-微生物-矿化之间碳氮化学计量特征的相关性

不同土地利用方式下表层土壤 C_{soil}、N_{soil}、C_{mic}、N_{mic}、C_{min}和 N_{min}及其化学计量比均具有显著差异(表 1 和图 3,图 5),然而土壤-微生物-矿化之间碳氮化学计量特征的相关性还不明确。消费者驱动的养分循环理论(consumer-driven nutrient recycling)[34]指出,资源和消费者化学计量特征以及消费者的元素利用效率之间的平衡直接影响到生态系统碳和养分的流通,微生物会保留限制性元素,排出多余的元素。qCO_2一定程度上反映土壤微生物的维持生长所需能量和碳素利用效率;qCO_2越大,表明微生物碳素利用效率越低,大量吸收的碳素通过呼吸释放而不是通过生物量增加而累积[35]。因此,微生物驱动的碳氮矿化受到底物碳氮比的影响,即单位微生物生物量碳矿化速率(qCO_2)与 C∶N_{soil}之间存在显著的正相关关系[15-16]。本研究并没有发现这种

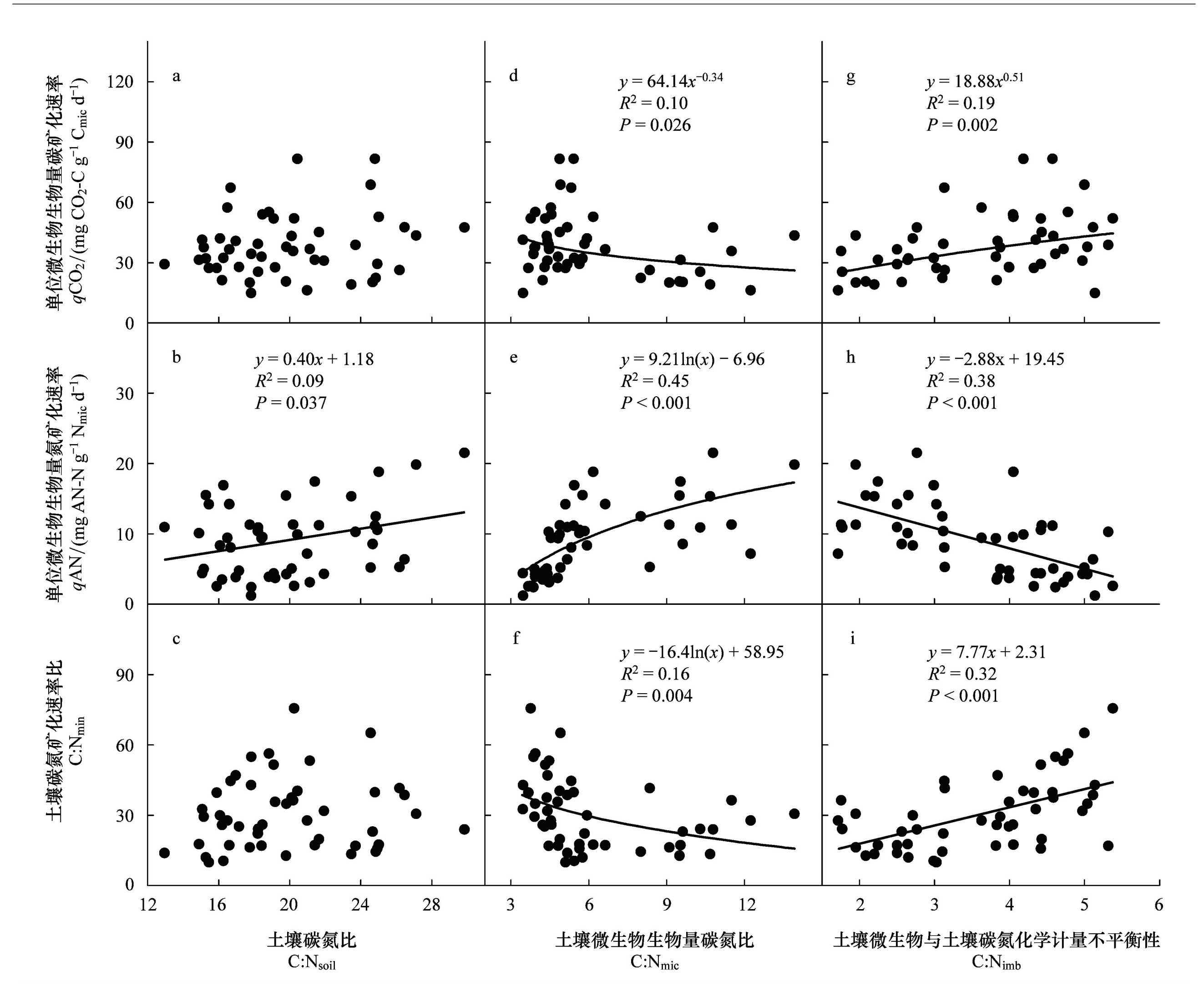


图 5 单位微生物生物量碳矿化速率、单位微生物生物量碳矿化速率和碳氮矿化比与土壤和微生物碳氮比的关系

Fig.5 Relationships between carbon mineralization rate per unit microbial biomass carbon (qCO_2), nitrogen mineralization rate per unit microbial biomass nitrogen (qAN), or mineralized carbon to nitrogen ratio ($C:N_{mic}$) and soil carbon to nitrogen ratio ($C:N_{soil}$), microbial biomass carbon to nitrogen ratio, or stoichiometric imbalances ($C:N_{imb}$)

$C:N_{soil}$、$C:N_{mic}$、$C:N_{imb}$、qCO_2、qAN 和 $C:N_{min}$ 分别表示土壤碳氮比、土壤微生物生物量碳氮比、土壤微生物与土壤碳氮化学计量不平衡性、单位微生物生物量碳矿化速率、单位微生物生物量氮矿化速率和土壤碳氮矿化速率比

相关性;相反,研究发现单位微生物生物量氮矿化速率(qAN)随着 $C:N_{soil}$ 线性增加。Spohn 等[15]整合凋落物分解实验时指出,qCO_2 会随着凋落物碳氮比的增加而显著增加;但 Spohn 和 Chodak[16]随后在研究 3 种温带森林 $C:N_{soil}$ 与 qCO_2 时发现这种关系并不统一。这说明只考虑碳氮矿化速率不能全面的理解微生物对 $C:N_{soil}$ 变异性的适应对策。

本研究发现,$C:N_{mic}$ 随着 $C:N_{soil}$ 的增加而增加,qCO_2 随着 $C:N_{mic}$ 的增加而降低,qAN 随着 $C:N_{mic}$ 的增加而增加,$C:N_{min}$ 与 $C:N_{mic}$ 显著负相关。Li 等[8]分析我国亚热带地区 1069 个土壤数据时也发现 $C:N_{mic}$ 随着 $C:N_{soil}$ 的增加而显著增加,土壤微生物与土壤碳氮比的正相关关系减小了由于土壤碳氮比的增加而造成的土壤碳氮化学计量不平衡性($C:N_{imb}$)[2],表明 $C:N_{mic}$ 随着 $C:N_{soil}$ 的改变是微生物适应 $C:N_{soil}$ 变异性的一个重要机制[2,36]。而 $C:N_{mic}$ 与 qCO_2 和 qAN 的相关性进一步指出 $C:N_{mic}$ 的微小变化可能会对生态系统碳氮循环产生重要影响[37]。本研究结果还显示,$C:N_{imb}$ 与 qCO_2 正相关,与 qAN 负相关,与 $C:N_{min}$ 显著正相关(图 5),说明土壤与土壤微生物间碳氮元素的差异性对碳氮矿化速率具有显著影响。总之,微生物会通过改变自身碳氮化学

计量、调整碳氮之间相对矿化速率,以适应土地利用变化导致的土壤碳氮及其化学计量的变异性,满足自身生长和代谢的碳氮需求平衡。因此,综合考虑土壤-微生物-矿化之间碳氮化学计量特征的耦合关系,可以更好地理解生态系统碳氮循环过程。

致谢:帽儿山森林生态站提供野外基础支持。

参考文献(References):

[1] Leff J W, Jones S E, Prober S M, Barberán A, Borer E T, Firn J L, Harpole W S, Hobbie S E, Hofmockel K S, Knops J M, McCulley R L, La Pierre K, Risch A C, Seabloom E W, Schütz M, Steenbock C, Stevens C J, Fierer N. Consistent responses of soil microbial communities to elevated nutrient inputs in grasslands across the globe. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(35): 10967-10972.

[2] Mooshammer M, Wanek W, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A. Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. Frontiers in Microbiology, 2014, 5: 22.

[3] Zechmeister-Boltenstern S, Keiblinger K M, Mooshammer M, Peñuelas J, Richter A, Sardans J, Wanek W. The application of ecological stoichiometry to plant-microbial-soil organic matter transformations. Ecological Monographs, 2015, 85(2): 133-155.

[4] Sterner R W, Elser J J. Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton: Princeton University Press, 2002.

[5] Buchkowski R W, Schmitz O J, Bradford M A. Microbial stoichiometry overrides biomass as a regulator of soil carbon and nitrogen cycling. Ecology, 2015, 96(4): 1139-1149.

[6] Zhou Z H, Wang C K. Soil resources and climate jointly drive variations in microbial biomass carbon and nitrogen in China's forest ecosystems. Biogeosciences, 2015, 12(22): 6751-6760.

[7] Cleveland C C, Liptzin D. C∶N∶P stoichiometry in soil: is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass?. Biogeochemistry, 2007, 85(3): 235-252.

[8] Li Y, Wu J S, Liu S L, Shen J L, Huang D Y, Su Y R, Wei W W, Syers J K. Is the C∶N∶P stoichiometry in soil and soil microbial biomass related to the landscape and land use in southern subtropical China? Global Biogeochemical Cycles, 2012, 26(4): GB4002.

[9] Li P, Yang Y H, Han W X, Fang J Y. Global patterns of soil microbial nitrogen and phosphorus stoichiometry in forest ecosystems. Global Ecology and Biogeography, 2014, 23(9): 979-987.

[10] 周正虎, 王传宽, 张全智. 土地利用变化对东北温带幼龄林土壤碳氮磷含量及其化学计量特征的影响. 生态学报, 2015, 35(20): 6694-6702.

[11] Zhang D Q, Hui D F, Luo Y Q, Zhou G Y. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. Journal of Plant Ecology, 2008, 1(2): 85-93.

[12] Parton W, Silver W L, Burke I C, Grassens L, Harmo M E, Currie W S, King J Y, Adair E C, Brandt L A, Hart S C, Fasth B. Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. Science, 315(5810): 361-364.

[13] Mooshammer M, Wanek, W, Schnecker J, Wild B, Leitner S, Hofhansl F, Blöchl A, Hämmerle I, Frank A H, Fuchslueger L, Keiblinger K M, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A. Stoichiometric controls of nitrogen and phosphorus cycling in decomposing beech leaf litter. Ecology, 2012, 93(4): 770-782.

[14] Deng Q, Cheng X L, Yang Y H, Zhang Q F, Luo Y Q. Carbon-nitrogen interactions during afforestation in central China. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 69: 119-122.

[15] Spohn M. Microbial respiration per unit microbial biomass depends on litter layer carbon-to-nitrogen ratio. Biogeosciences, 2015, 12(3): 817-823.

[16] Spohn M, Chodak M. Microbial respiration per unit biomass increases with carbon-to-nutrient ratios in forest soils. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 81: 128-133.

[17] Hartman W H, Richardson C J. Differential nutrient limitation of soil microbial biomass and metabolic quotients (qCO_2): is there a biological stoichiometry of soil microbes? PLoS One, 2013, 8(3): e57127.

[18] Wang C K, Han Y, Chen J Q, Wang X C, Zhang Q Z, Bond-Lamberty B. Seasonality of soil CO_2 efflux in a temperate forest: biophysical effects of snowpack and spring freeze-thaw cycles. Agricultural and Forest Meteorology, 2013, 177: 83-92.

[19] Zhang Q Z, Wang C K. Carbon density and distribution of six Chinese temperate forests. Science China Life Sciences, 2010, 53(7): 831-840.

[20] 刘爽, 王传宽. 五种温带森林土壤微生物生物量碳氮的时空格局. 生态学报, 2010, 30(12): 3135-3143.

[21] Raiesi F. Soil properties and C dynamics in abandoned and cultivated farmlands in a semi-arid ecosystem. Plant and soil, 2012, 351(1/2): 161-175.

[22] Elliott E T. Aggregate structure and carbon, nitrogen, and phosphorus in native and cultivated soils. Soil Science Society of America Journal, 1986, 50(3): 627-633.

[23] Anderson T H, Domsch K H. Application of eco-physiological quotients (qCO_2 and qD) on microbial biomasses from soils of different cropping histories. Soil Biology and Biochemistry, 1990, 22(2): 251-255.

[24] Guo L B, Gifford R M. Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. Global Change Biology, 2002, 8(4): 345-360.

[25] 武启骞, 王传宽, 张全智. 6种温带森林凋落量年际及年内动态. 生态学报, DOI: 10.5846/stxb201509091861.

[26] Tian H Q, Cheng G S, Zhang C, Melillo J M, Hall C A S. Pattern and variation of C∶N∶P ratios in China's soils: a synthesis of observational data. Biogeochemistry, 2010, 98(1/3): 139-151.

[27] Yang Y H, Luo YQ. Carbon: nitrogen stoichiometry in forest ecosystems during stand development. Global Ecology and Biogeography, 2011, 20(2): 354-361.

[28] Makino W, Cotner J B, Sterner R W, Elser J J. Are bacteria more like plants or animals? Growth rate and resource dependence of bacterial C∶N∶P stoichiometry. Functional Ecology, 2003, 17(1): 121-130.

[29] Fanin N, Fromin N, Buatois B, Hättenschwiler S. An experimental test of the hypothesis of non-homeostatic consumer stoichiometry in a plant litter-microbe system. Ecology Letters, 2013, 16(6): 764-772.

[30] Fierer N, Bradford M A, Jackson R B. Toward an ecological classification of soil bacteria. Ecology, 2007, 88(6): 1354-1364.

[31] Kaiser C, Franklin O, Dieckmann U, Richter A. Microbial community dynamics alleviate stoichiometric constraints during litter decay. Ecology Letters, 2014, 17(6): 680-690.

[32] Fisk M, Santangelo S, Minick K. Carbon mineralization is promoted by phosphorus and reduced by nitrogen addition in the organic horizon of northern hardwood forests. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 81: 212-218.

[33] 唐艳. 东北主要温带植物叶性状的种间差异及其相关关系[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2011.

[34] Sterner R W. The ratio of nitrogen to phosphorus resupplied by herbivores: zooplankton and the algal competitive arena. The American Naturalist, 1990, 136(2): 209- 229.

[35] Anderson T H, Domsch K H. Soil microbial biomass: the eco-physiological approach. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(12): 2039-2043.

[36] 周正虎, 王传宽. 微生物对分解底物碳氮磷化学计量的响应调节机制. 植物生态学报, 2016, 40(6) 620-630.

[37] Heuck C, Weig A, Spohn M. Soil microbial biomass C∶N∶P stoichiometry and microbial use of organic phosphorus. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 85: 119-129.